动 物 学 研 究 2003, Dec. 24 (6): 480～487 CN 53－1040/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

动物内温性进化研究进展

王玉山，王祖望，王德华，张知彬[1]
（中国科学院动物研究所 农业虫鼠害综合治理研究国家重点实验室，北京 100080）

摘要：对动物内温性进化的研究进行了较为系统的论述，包括内温性动物概念的由来、特点和起源的选择因子。内温性起源的选择因子包括8个模型：热生态位扩展模型、恒温与代谢效率模型、降低个体大小模型、姿势改变模型、增加脑大小模型、有氧呼吸能力模型、双亲行为模型和同化能力模型。其中后3个模型较为重要。有氧呼吸能力模型认为，选择提高支持物理运动的最大呼吸能力，而增加的静止代谢作为其相关反应而得以进化。该假说得到种内研究数据的支持，而种间的数据并不完全支持。双亲行为模型是指在鸟兽类中，内温性是对双亲行为选择的结果，因为内温性为双亲控制抚育温度提供了保证。同化能力模型认为，在鸟类和兽类中内温性进化由以下两个因素所推动：①子代出生后双亲行为加强；②为支持每日总体能量高速消耗所需，动物内脏器官能力增强而导致的较高维持消耗。

关键词：内温性进化；选择因子；有氧呼吸能力模型；双亲行为模型；同化能力模型；进化生理学
中图分类号：Q495 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853(2003)06－0480－08

Evolution of Endothermy in Animals: A Review

WANG Yu-shan, WANG Zu-wang, WANG De-hua, Zhang Zhi-bin[1]
(*State Key Laboratory of Integrated Management of Pest Insects and Rodents, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100080, *China*)

Abstract: The paper reviews the study on evolution of endothermy in animal, including the concepts, characteristics and the selective factors. There are eight main hypotheses about the selective factors on evolution of endothermy in animals, including Thermal Niche Expansion Model, Homeothermy and Metabolic Efficiency Model, Decreasing Body Size Model, Postural Change Model, Increasing Brain Size Model, Aerobic Capacity Model, Parental Care Model and Assimilation Capacity Model. The last three are the most important hypotheses. The Aerobic Capacity Model suggests that selection acted mainly to increase maximal aerobic capacity that supports physical activity, and elevated resting metabolic rate evolved as a correlated response. Intraspecific studies on vertebrates support that maximal metabolic rate is correlated to resting metabolic rate, but the interspecific data only give limited support. The Parental Care Model hypothesizes that endothermy is arisen as a consequence of selection for parental care because endothermy enables a parent to control incubation temperature. The Assimilation Capacity Model suggests that the endothermy evolution in birds and mammals is driven by two factors: ① a selection for intense post-hatching parent behavior, particularly feeding offspring, and ② the high cost of maintaining the increased capacity of the visceral organs necessary to support high rates of total daily energy expenditures.

Key words: Evolution of endothermy; Selective factors; Aerobic Capacity Model; Parental Care Model; Assimilation Capacity Model; Evolutionary physiology

内温性（endothermy）是指动物可以通过代谢产热提高体温的特性，是脊椎动物在进化过程中出现的最重要特征之一。对内温性进化的研究处在进化生物学、生态学和生理学三门学科的交叉领域。无论是在细胞水平上，还是从古生物学角度皆有相当的研究报道。

收稿日期：2002－12－26；接受日期：2003－09－23
基金项目：国家自然科学基金资助项目（39470121；30370214）；中国科学院重要创新方向资助项目（KSCX1－07－03）
1．通讯作者（Corresponding author），E-mail：zhangzb@panda.ioz.ac.cn

1　内温性概念的由来

最初，人们根据动物体温的高低把动物分成两种类型：温血动物（warm-blooded animals）和冷血动物（cold-blooded animals）。前者包括兽类和鸟类，后者包括鸟兽以外的其他动物。后来，人们根据体温的稳定程度又把动物分为恒温动物（homeotherms）和变温动物（poikilotherms）。其中又把恒温动物中具冬眠习性的种类特称之为异温动物（heterotherms），如刺猬、旱獭、黄鼠等（Sun，2001）。再以后，人们发现一些变温动物也具有保持恒定体温的可能性，于是提出外温动物（ectotherms）和内温动物（endotherms）。前者机体的热传导率较高，代谢水平低，决定其体温的热主要从外界环境获得；相反，后者热传导低，代谢水平高，决定其体温的热来源于自身的代谢产热，并将这种特征称之为内温性（endothermy）（Schmidt-Nielsen，1997）。

2　内温性动物的特点

2.1　哺乳动物和鸟类

哺乳动物和鸟类的内温性是独特的。在静止时其代谢产热基本上来自内脏器官，从广义上说还包括脑，而不是肌肉（Bennett，1991；Ruben，1995）。维持恒定体温的方式主要有二：一是降低热传导率（如兽类与鸟类分别利用其毛皮和羽毛的良好隔热性），同时在某些情况下还利用大量贮存的皮下脂肪（爬行动物与此不同，在身体内部贮存脂肪）；二是保持代谢产热与环境中散热平衡。随着低温下散热的增加，耗氧量增加；在一定的温度范围内（即热中性温度区），代谢产热最低，且恒定不变（Ruben，1995）。

这两类动物对低温的反应是增加产热。鸟类主要是通过颤抖性产热（shivering thermogenesis）（West，1965），特别是通过拮抗肌的收缩来完成（Marsh & Dawson，1989）。大多数哺乳动物在急性低温中也进行颤抖产热（Hinds et al，1993）；而在长期冷环境下，许多哺乳动物，特别是小哺乳动物主要依赖于非颤抖性产热（non-shivering thermogenesis；NST）（Horwitz，1989）。NST 涉及到激素和褐色脂肪组织（brown adipose tissue；BAT）。其中激素包括甲状腺素和肾上腺髓质激素，它们具有刺激产热的作用，效应时间长；而 BAT 则是即时性发生的，可短暂增加产热（Smith & Horwitz，1969；Himms-Hagen，1990）。

2.2　其他动物

除鸟兽外，其他许多动物也具有内温性。这些动物包括爬行类（如孵卵的蟒、大型海龟、恐龙）、鲭科鱼（如金枪鱼和长嘴鱼）、鼠鲨和昆虫。其中蟒、海龟、鲭科鱼和鲨的内温性基本上依赖于肌源性产热（myogenic heat production）和相对较大的个体；昆虫的内温性也是肌源性的，但个体小，因而还需高效的隔热性。这类动物肌肉运动停止，体温则降至环境水平，此时所维持的代谢率与亲缘关系较近且无内温性的物种无任何差别（Hayes & Garland，1995）。

蟒（*Python molurus bivattatus*）在孵卵时通过间歇性的强有力的轴肌收缩进行产热，使其体温高出环境温度 7 ℃之多，以维持孵化所需的温度（van Mierop & Barnard，1978）。尾环巨蜥（*Varanus gouldii*）的代谢产热已成为决定其体温的重要因素（Bennett，1972）。生活于热带的科摩多巨蜥（*Varanus komodoensis*）的表面积与体积比相对较小，因而夜间的散热率较低，也达到拟恒温状态（McNab & Auffenberg，1976）。鲭科鱼的内温主要是通过高速的运动水平和发育良好的逆流热交换系统，即奇异网（rete mirale）来实现的；有些种类则利用高度特化的产热细胞来提高中心神经系统的温度（Block，1991）。

无论如何，这类动物缺少恒定的产热骨骼肌，不能充分地维持较高的体温。其内温性与鸟兽是无法相比的。

3　内温性起源的选择因子

尽管 Kemp（1988）认为鸟类和哺乳动物的内温性是各自独立进化的，但二者却具有共同的特点：静止时的代谢主要由内脏和脑完成，骨骼肌并没有参与。只有较高的代谢率、有效的隔热性或足够大的个体，才能保证其体温维持在环境温度之上。

对内温性起源及其选择因子一直有争议，但一般假定较高的静止代谢率（resting metabolic rate，RMR），或在一定程度上称之为基础代谢率（basal metabolic rate，BMR），与以下选择因子有关：①热生态位扩展，即增强体温调节能力（Block，1991；Block et al，1993；Bakken & Gates，1975；Cromp-

ton et al，1978)；②恒温与增加代谢效率（Avery，1979；Heinrich，1977)；③个体大小降低而导致的恒温（McNab，1978)；④利于提高运动性能的姿势改变（Carrier，1987；Heath，1968)；⑤增加脑的大小（Hulbert，1980)；⑥增强运动呼吸能力（Bennentt & Ruben，1979；Regal，1978；Ruben，1991)。近来针对①和⑥有大量的研究，其研究结果得到普遍认同（Bennett，1991；Ruben，1995)，其中后者被Taigen（1983）称之为有氧呼吸能力模型（aerobic capacity model)，更受关注（Hayes & Garland，1995)。所有内温性动物是否具有同样的选择因子依然未知（Bennett，1991；Block et al，1993；Ruben，1995)，Hayes & Garland（1995）认为即使选择因子相似，但由于空气和水的温度环境迥然不同，因而选择的反应在陆生和水生生物中也大相径庭。最近，Farmer（2000）和Koteja（2000）针对以上模型存在的困惑，又提出了双亲行为模型和同化能力模型，并认为在鸟兽中双亲行为模型是理解内温性进化的关键。

3.1 热生态位扩展模型（Thermal Niche Expansion Model）

该模型的理论依据是动物的内温性进化能使动物在比以前更大的热生态位（thermal niche）上保持活跃状态（Block，1991；Block et al，1993)。在低温环境下代谢率逐渐增加，伴随着产热增加，体温调节能力增强，由此动物便可在更低的温度环境下活动。例如，鸟滑翔时通过空气对流而散热，为了维持体温必须停止滑翔取暖。正因为具备内温性，始祖鸟才能在不中断滑翔的情况下保持体温并滑翔很长一段距离（Regal，1975)。

Crompton et al（1978）又提出了相对较为复杂的模型，他们认为哺乳动物的体温进化是由两步完成的。体温在28～30 ℃时的恒温进化伴随着相对较低的代谢率，但低体温与低代谢率二者共同决定了此类哺乳动物不能利用夜间生态位。对小型夜行性哺乳动物而言，则需要更高的代谢率，才能在较高水平上进行体温调节，而且还能利用白天生态位（Crompton et al，1978)。

总之，增加代谢产热能够改变动物产热与散热，因而对扩展热生态位相当重要（Bartholomew & Tucker，1963；Bakken & Gates，1975)。然而根据增加BMR的消耗与效益的权衡，有两点不利于热生态位扩展模型（Hayes & Garland，1995)：①除了隔热良好和体型较大的动物外，BMR的少量增加并不能将其体温显著维持在环境温度之上，而且会导致对食物的更大需求（Stevenson，1985)；②因BMR增加而导致额外食物的需要，这种消耗会超过获得的效益，至少在早期是如此（Bennett & Ruben，1979；Huey & Slatkin，1976；Pough，1980，1983)。

3.2 恒温与代谢效率模型（Homeothermy and Metabolic Efficiency Model）

恒温是动物维持体温相对恒定不变的能力，是内温性的一种潜在效益（Hayes & Garland，1995)。内源性产热和隔热性可逐步增加维持体温的能力。在恒定的体温下，酶系统更为有效（Avery，1979)；同时，恒温可使酶特化，由此可带来更大的代谢效率（Heinrich，1977)。酶在动物体温的一定范围内效率最高，低于此温度，酶的活性下降；超过此温度范围，酶往往失活（Hochachka & Somero，1984)。

高体温有利于使依赖于温度的糖酵解的能力达到最大（Bennett，1987)。体温升高10 ℃，代谢率可增加2～3倍，因而内温性的进化必须提高其代谢能力。将隔热层置于外温脊椎动物体表并不能使之具有显著的恒温，在蜥蜴外表附以水貂皮的实验（Coweles，1958）可以作为例证。在小型内温动物中增加绝热性是一个不可或缺的必需条件，但其本身并不能产生恒温，只有通过增加维持代谢率才能产生恒温。

3.3 降低个体大小模型（Decreasing Body Size Model）

降低个体大小模型是由McNab（1978）提出的，适用于哺乳动物。该模型与热生态扩展模型有所重叠（Hayes & Garland，1995)。McNab认为哺乳动物的大型食肉性爬行类祖先是惯性恒温动物（inertial homeotherms)，当这些动物的个体大小经过一段时间进化而减小后，选择有利于增加单位体重的BMR，由此得以保持相对高而恒定体温的能力；动物与其他捕食者竞争而导致食性的改变，从捕食大型猎物转为捕食小型猎物，可引起体重下降。无论如何，随个体大小的下降和BMR的增加，恒温动物热惯性（thermal inertia）依赖被内源性产热（endothermic heothermy）所取代。犬齿兽四足动物头骨大小的测量结果支持上述观点，并且在个体大小下降的过程中，产生了与增加通气速率相关的

次级腭。McNab（1978）认为在动物个体减小的进化过程中，利用夜间生态位的能力而导致内温性的产生，只在哺乳动物中出现，而在爬行类则无。此模型出人意料地受到了极少注意，这可能与它只适用于哺乳动物有关（Hayes & Garland，1995）。

3.4 姿势改变模型（Postural Change Model）

Heath（1968）提出姿势改变模型。他认为，兽孔目爬行动物的骨骼表明它们的姿势是直立的，并非爬行。假定这种直立姿势使肌肉更为紧张，从而导致代谢率增加，由此产生内温性发育。因此认为兽孔目爬行动物的内温是作为姿势的改变带来的副产物而进化成的，因而内温进化的选择就是对直立姿势的选择。Bakker（1971，1980）和 Carrier（1987）的研究结果表明直立姿势在运动中相当有利，像蜥蜴那样爬行时作侧面波状运动（lacternal undulatory locomotion）被认为降低或抑制了较晚的四足兽孔目爬行动物的呼吸和奔跑能力，而能奔跑的哺乳动物的直立姿势则有利于肺通气、维持活跃状态和保持内温性。然而 Ruben（1995）对此假设提出了质疑，认为此假设与蜥蜴不同程度的奔跑活动的反应并不一致，例如，蜥蜴在奔跑中常出现呼吸暂停。另外，通过对现存脊椎动物的研究表明，直立或半直立姿势并不比爬行姿势需要更多的能量消耗（Brody，1945；Bennett & Dalzell，1973；Full，1991）。由此看来，直立姿势本身并不能导致内温性进化（Hayes & Garland，1995）。

3.5 增加脑大小模型（Increasing Brain Size Model）

Hulbert（1980）和 Martin（1980）认为对增加脑大小的选择可导致内温性进化。首先，增加脑大小有利于哺乳动物（或它们的祖先）提高听觉、嗅觉等感觉灵敏度，而对鸟类来说则有利于提高对肌肉的神经控制能力和对方向把握的准确性（Jerison，1971）；其次，对整个哺乳纲来讲，脑大小与 BMR 一样与体重的 0.75 次方成正比，这表明脑大小可能与代谢有关（Martin，1981）。因此，对增加脑大小的选择可以导致 BMR 的增加，内温性得以进化。然而，脑重的尺度指数现在认定为 0.69，而非 0.75（Harvey & Krebs，1990；Harvey & Pagel，1991）。另外，Pagel & Harvey（1988）和 McNab & Eisenberg（1989）通过种间比较发现，脑大小与 BMR 之间并无显著相关。在现存内温动物中，脑大小与 BMR 之间也不相关（Hulbert，1980）。由此可以认为，增加的脑大小与内脏器官的产热（即 BMR）无显著的相关机制。因此，Hayes & Garland（1995）认为此模型的可能性相对较低是有其道理的。

3.6 有氧呼吸能力模型（Aerobic Capacity Model）

呼吸能力模型是 Taigen（1983）命名的，分别由 Regal（1978）、Bennett & Ruben（1979）、Benton（1979）以及 Pough（1980）独立提出。此学说认为代谢率的进化和内温性起源的选择因子是持续运动能力的增强，而运动能力又由呼吸代谢率所支持（Wang et al，2002）。体温调节的效益较高，而增加 BMR 所带来的能量（食物）消耗相对较高，尤其是在 BMR 增加甚小的情况下，因而体温调节引起的内温性并不显著。相反，最大呼吸能力的增加会在较高的可维持运动能力上反映出来（Bennett & Ruben，1979）。

Hayes & Garland（1995）认为呼吸能力模型主要包括两部分。第一，与运动能力相关的定向选择致使在运动中达到最大气体代谢率（即较高的呼吸能力）。呼吸能力增加可使动物运动水平提高，因为持续活动是由呼吸代谢所支持的。维持高水平运动的能力是相当有利的（Bennett，1991；Bennett & Ruben，1979，1986；Garland，1993，1994）。例如，具高运动能力的动物更易捕到猎物、保卫领域，更具资源竞争优势（Heinrich & Bartholomew，1979；Vermeij，1987）；同时，具较高呼吸能力的动物由于具有更大的持续运动速度，能在较大的区域内摄食。无论如何，较高的呼吸能力本身在静止动物中并不会产生内温性。第二，最大代谢率（maximum metabolic rate，MMR）和 BMR 在一定意义上是相互联系的，进化过程并不是各自独立的，这种观点是以事实为根据的（Bennett & Ruben，1979；Ruben，1995）。在脊椎动物中，运动时最大氧耗一般是静止代谢率（RMR）的 5～10 倍（Bartholomew，1979；Bennett & Ruben，1979），由此可以看出脊椎动物的 RMR 和 MMR 之间有恒定的联系。因而 Bennet & Ruben（1979）将相对恒定的因子呼吸范围（factorial aerobic scope）作为脊椎动物生理的基本特征之一。RMR 和 MMR 之间这种关系的原因还不清楚，目前只知二者在生化机制上有一定联系（Wang et al，2002）。

对于 MMR 和 RMR 之间的关系，Bennett

(1991) 曾前瞻性地提出在以下两个方面还需作进一步研究：①以往的研究大多着重于代谢率的表现型关系，而遗传关系的研究将有助于理解这种关系；②关于种内和种间相关及其进化模式的分析刚刚开始，将来这方面的理论和实验研究仍然具有相当的价值。后来，虽然 MMR 与 RMR 之间的遗传相关未见报道，但其种内表现型变异至少有 11 种两栖爬行和哺乳动物已有报道 (Hayes & Garland, 1995)。去除个体大小的效应后，MMR 与 RMR 这两种表现型显著相关。尽管这些研究结果表明 MMR 和 RMR 存在种内相关，但并不具普遍性。

同时，对呼吸能力模型进行评价也可通过种内成对比较来完成。成对测定蜥蜴 (Bennett, 1972, 1978; Garland, 1993; Kamel & Gatten, 1983; Ruben, 1976)、陆生哺乳动物 (Hinds et al, 1993) 的最大耗氧量和静止耗氧量，二者的比率变化为 5 ~ 10 倍。但栖于青藏高原的高原鼠兔 (*Ochotona curzoniae*) 和根田鼠 (*Microtus oeconomus*) 的比率要低得多 (Wang, 1997)，且 MMR 和非颤抖性产热并不高于其他地区的动物 (Wang et al, 1999; Wang et al, 2001a, b)。这主要是由于高海拔地区兽类的 BMR 较高的缘故 (Wang et al, 1979, 1993; Hayes & O'Connor, 1999)。

除了种内成对比较外，还有采用种间成对比较。其中，具有代表性的有 Taigen (1983) 对 17 种无尾目两栖类、Hinds & Rice-Warner (1992) 对 18 种啮齿动物、Bozinovic (1992) 对 29 种啮齿动物的工作。这些工作表明最大耗氧量和静止耗氧量之间呈正相关，但 Koteja (1987) 对 18 种野生哺乳动物的分析发现此相关并不显著，因此，Hayes et al (1992) 认为可能与采用的方法不同有关。

用系统发生分析方法 (Harvey & Pagel, 1991) 也为评价该模型提供了证据。Walton (1993) 在雨蛙的研究中发现，最大耗氧量与静止耗氧量呈显著正相关；Dutenhoffer & Swanson (1996) 在 10 种雀科鸟的研究中发现 MMR 与 BMR 也呈显著正相关；但 Sparti (1992) 从 13 种鼩鼱的研究结果中却得出了相反结论。

Wang (1997) 的工作促进了呼吸能力模型的发展。根田鼠和高原鼠兔在个体水平上，夏季的 BMR 与 MMR 并不相关，与呼吸能力模型相悖；而冬季根田鼠的 BMR 与 MMR 则显著相关 (r = 0.612; $P = 0.035$)，与模型保持一致；并且无论夏季，还是冬季，根田鼠 BMR 与 MMR 的相关系数大于高原鼠兔。鉴于种群内 MMR 和 BMR 存在个体差异，以及其关系并不完全支持传统内温性进化的有氧呼吸能力模型，Wang (1997) 提出了青藏高原小哺乳动物的两种代谢对策："降低 BMR" 对策 (decreasing BMR strategy) 和 "增加 MMR" 对策 (increasing MMR strategy)。前者在极端气候 (如连续积雪等) 情况下有利，如积雪造成食物匮乏，降低能耗才是有利的。在极端气候下，促进动物向降低 BMR 对策方向进化。后者在正常气候下 (无积雪) 有利，较高的 MMR 适于在更为寒冷的气候下活动，其时间生态位扩大。在正常气候下也促进了动物向增加 MMR 对策方向进化。BMR 越小、MMR 越大，对动物越有利。然而由于有氧呼吸能力模型的作用，动物同时具有此两种代谢对策的可能性并不是很大，会抑制动物同时向这两种代谢对策进化。降低 BMR 对策和增加 MMR 对策是进化对策的两个极端，二者之间存在许多中间类型，为一连续体 (continuum)。

3.7 双亲行为模型 (Parental Care Model)

此模型是由 Farmer (2000) 提出的。鸟兽有许多独立进化但相同的特征，其中内温性在二者的进化过程中极为重要。理解鸟兽特征趋同进化的根本在于双亲行为，而内温性又是双亲行为选择的结果。首先，进化产生的内温性使得双亲具有通过产热来控制抚育所需温度的能力，而不是通过热生态位扩展或不停的运动来实现。在这一点上，即使代谢率稍微有所增加，自然选择也对其极为有利。其次，作为自然选择的核心双亲行为来讲，它是产热进化的可能机制。最初的内温性产热导致了 BMR (或者标准代谢率) 的提高，是繁殖期间甲状腺激素和其他激素分泌造成的。第三，持续运动的进化有利于双亲觅食和饲喂后代，这使得内温性与持续运动相关。第四，因为广义的双亲行为包括了行为学、形态学和生理学，对鸟类和兽类广泛特征的趋同进化提供统一性解释是一个创新性的工作。因而该模型将内温性进化的研究与行为生态学、生理学和生活史有机地结合起来，成为未来研究方向之一。

3.8 同化能力模型 (Assimilation Capacity Model)

有氧呼吸能力模型与双亲行为模型紧密相关。内温性进化是由有利于高水平可维持运动能力的选

择所推动，而这种运动需要气体代谢来支持。此模型的一个关键假设是气体代谢能力与 BMR 有生理联系，对高呼吸能力的选择作为相关反应导致 BMR 增加。然而，最大呼吸代谢依赖于肌肉，而 BMR 则主要来自于内脏器官的代谢（Hayes & Garland，1995；Ruben，1995；Wang et al，2000）。有研究者提出了一些将呼吸能力与 BMR 联系在一起的机制，如原生质膜渗漏性增加，线粒体密度增加，因此内脏器官维持功能增强（Else & Hulbert，1981；Ruben，1995）。

如果这个假设正确，那么最大呼吸代谢率与 BMR 存在正相关。许多研究，包括种内和种间只是对此假说给予部分支持（Hayes & Garland，1995）。另外，在外温动物与内温动物中，MMR 与 RMR 的比率变化至少从 6 到 35 以上；并且呼吸能力的较大提高只带来极少的维持消耗的增加（Kamel，1983；Koteja，1987）。也没有明确的证据说明高呼吸能力或持续锻炼的遗传选择会导致 BMR 的显著增加（Konarzewski et al，1997；Wilmore et al，1998）。此外，尽管兽脚亚目恐龙的 RMR 处于外温性蜥蜴典型的低水平上，但是其呼吸代谢的最大速率可能达到与内温动物同样高的水平（Ruben et al，1999）。至少从工程学的观点看，这种混合类型的生理将不受能量利用的外温性和内温性对策的影响（Wuethrich，1999）。如果混合型生理确实存在的话，那么单靠对高呼吸能力的选择不可能支持高消耗的内温性生物能学。

在此基础上，Koteja（2000）明确地提出了同化能力模型，认为内温性是后代出生后加强双亲行为的自然选择、维持相应内脏器官的高能耗两个因素的意外结果进化而来。该模型的提出与生理生态学理论的发展密不可分，但还缺少这方面的实验论证。

4 研究方向

根据内温性进化研究的范畴，将其相应地分为以下几个方向：①古生物学，主要以生物化石为研究对象，通过形态学来推测生理状况。如 Regal（1975）、Ruben（1995）和 Blob（1998）等的研究工作。②系统发育学，以分子生物学技术为基础，在此基础上测定动物的代谢率，然后进行比较。如 Ruben（1991）、Stevenson（1985）、Pough（1983）、Walton（1993）、Snyder & Sheafor（1999）和 Farmer（1999）。③将行为学、生理学和进化生物学结合起来，发展原有模型和提出新的进化模型。例如 Farmer（2000）和 Koteja（2000）。④继续开展模型验证实验，以此检验和发展相关模型。如 Bennett et al（2000）。

致谢： 在成文过程中，中国科学院动物研究所宛新荣先生给予宝贵的建议；此文的审稿者也提出了中肯的意见，对此谨表谢意。

参考文献：

Avery RA. 1979. Lizards: A study in thermoregulation [A]. Institute of Biology's Studies in Biology 109 [M]. Baltimore: University Park Press. 56.

Bakker RT. 1971. Dinosaur physiology and the origin of mammals [J]. *Evolution*, **25**: 636-658.

Bakker RT. 1980. Energy metabolism [A]. In: Thomas RDK, Olson EC. American Association for the Advancement of Science Selected Symposium Series 28: A Cold Look at the Warm-blooded Dinosaurs [M]. Boulder, Colo: Westview Press. 351-462.

Bakken GS, Gates DM. 1975. Heat transfer analysis of animals: Some implications for field ecology, physiology, and evolution [A]. In: Gates DM, Schmerl RB. Perspectives of Biophysical Ecology [M]. New York: Springer. 225-290.

Bartholomew GA, Tucker VA. 1963. Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agamid lizard, *Amphibolorus barbatus* [J]. *Physiological Zoology*, **36**: 199-218.

Bartholomew GA. 1977. Energy metabolism [A]. In: Gordon M S. Animal Physiology: Principles and Applications [M]. New York: Macmillan. 57-110.

Bennett AF. 1972. The effect of activity on oxygen consumption, oxygen debt, and heart rate in the lizards, *Varanus gouldii* and *Sauromalus hispidus* [J]. *Journal Comparative Physiology*, **79**: 259-280.

Bennett AF. 1978. Activity metabolism of the lower vertebrates [J]. *Annual Review Physiology*, **40**: 447-469.

Bennett AF. 1987. Evolution of the control of body temperature: Is warmer better [A]. In: Dejours P, Bolis L, Taylor CR, Weibel ER. Comparative Physiology: Life in Water and on Land [M]. Padova, Italy: Liviana Press. 421-431.

Bennett AF. 1991. The evolution of activity capacity [J]. *Journal Experimental Biology*, **160**: 1-23.

Bennett AF, Dalzell B. 1973. Dinosaur physiology: A critique [J]. *Evolution*, **27**: 170-174.

Bennett AF, Ruben JA. 1979. Endothermy and activity in vertebrates [J]. *Science*, **206**: 649-654.

Bennett AF, Ruben JA. 1986. The metabolic and thermoregulatory status of therapsids [A]. In: Hotton N Ⅲ, MacLean PD, Roth JJ, Roth E C. The Ecology and Biology of Mammal-like Reptiles [M]. Washington: Smithsonian Institution Press. 207-218.

Bennet AF, Hicks JW, Cullum AJ. 2000. An experimental test of the

thermoregulatory hypothesis for the evolution of endothermy [J]. *Evolution*, **54**: 1768 - 1773.

Benton MJ. 1979. Ectothermy and the success of dinosaurs [J]. *Evolution*, **33**: 983 - 997.

Blob RW. 1998. Evolution and ontogeny of locomotor mechanics in non-mammalian therapsids [J]. *Journal of Vertebrate Paleotology*, **18** (suppl.): 27 - 28.

Block BA. 1991. Endothermy in fish: Thermogenesis, ecology, and evolution [A]. In: Hochachka PW, Mommsen TP. Biochemistry and Molecular Biology of Fishes, Vol.1: Phylogenetic and Biochemica Perspectives [M]. New York: Elsevier. 269 - 311.

Block BA, Finnerty JR, Stewart AFR, Kidd S. 1993. Evolution of endothermy in fish: Mapping physiological traits on a molecular phylogeny [J]. *Science*, **260**: 210 - 214.

Bozinovic F. 1992. Scaling of basal and maximal metabolic rate in rodents and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy [J]. *Physiological Zoology*, **65**: 921 - 932.

Brody S. 1945. Bioenergetics and Growth [M]. New York: Reinhold.

Carrier DR. 1987. The evolution of locomotor stamina in tetrapods: Circumventing a mechanical constraint [J]. *Paleobiology*, **13**: 326 - 341.

Cowles RB. 1958. Possible origin of thermal temperature regulation [J]. *Evolution*, **12**: 347 - 357.

Crompton AW, Taylor CR, Jagger JA. 1978. Evolution of homeothermy in mammals [J]. *Nature*, **272**: 333 - 336.

Dutenhoffer MS, Swanson DL. 1996. Relationship of basal metabolic rate in passerine birds and the aerobic capacity model for the evolution of endothermy [J]. *Physiological Zoology*, **69**: 1232 - 1254.

Else PL, Hulbert AJ. 1981. Comparison of the "mammal machine" and the "reptile machine": Energy production [J]. *American Journal of Physiology*, **240**: 3 - 9.

Farmer CG. 1999. The evolution of the vertebrate cardio-pulmononary system [J]. *Annual Review of Physiology*, **61**: 573 - 592.

Farmer CG. 2000. Parental care: The key to understanding endothermy and other convergent feature in birds and mammals [J]. *American Naturalist*, **155** (3): 326 - 334.

Full RJ. 1991. The concepts of efficiency and economy in land locomotion [A]. In: Blake R W. Efficiency and Economy in Animal Physiology [M]. Cambridge: Cambridge University Press. 97 - 131.

Garland T Jr. 1993. Locomotor performance and activity metabolism of *Cnimidophorus tigris* in relation to natural behaviors [A]. In: Wright JW, Vitt LJ. Biology of Whiptail Lizards (Genus *Cnemidophorus*) [M]. Norman, Okla: Oklahoma Museum of Natural History. 163 - 210.

Garland T Jr. 1994. Phylogenetic analyses of lizard endurance capacity in relation to body size and body temperature [A]. In: Vitt LJ, Pianka ER. Lizard Ecology: Historical and Experimental Perspectives [M]. Princeton, New Jersey: Princeton University Press. 237 - 259.

Harvey PH, Krebs JR. 1990. Comparing brains [J]. *Science*, **249**: 140 - 146.

Harvey PH, Pagel MD. 1991. The Comparative Method in Evolutionary Biology [M]. Oxford: Oxford University Press.

Hayes JP, Garland T Jr. 1995. The evolution of endothermy: Testing the aerobic capacity model [J]. *Evolution*, **49**: 836 - 847.

Hayes JP, O'Connor C. 1999. Natural selection on thermogenic capacity of high-altitude deer mice [J]. *Evolution*, **53** (4): 1280 - 1287.

Hayes JP, Garland T Jr, Dohm MR. 1992. Individual variation in metabolism and reproduction of *Mus*: Are energetics and life history linked [J]. *Functional Ecology*, **6**: 5 - 14.

Heath JE. 1968. Origins of thermoregulation [A]. In: Drake ET. Evolution and Environment [M]. New Haven: Yale University Press. 259 - 278.

Heinrich B. 1977. Why have some animals evolved to regulate a high body temperature [J]. *American Naturalist*, **111**: 623 - 640.

Heinrich B, Bartholomew GA. 1979. Roles of endothermy and size in inter- and intraspecific competition for elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus* [J]. *Physiological Zoology*, **52**: 484 - 496.

Himms-Hargen J. 1990. Brown adipose tissue thermogenesis: Interdisplinary studies [J]. *FASEB Journal*, **4**: 2890 - 2898.

Hinds DS, Rice-Warner CN. 1992. Maximal metabolism and aerobic capacity in heteromyid and other rodents [J]. *Physiological Zoology*, **65**: 188 - 214.

Hinds DS, Baudinette RV, MacMillen RE, Halpern EA. 1993. Maximum metabolism and the aerobic factorial scope of endotherms [J]. *Journal of Experimental Biology*, **182**: 41 - 56.

Hochachka PW, Somero GN. 1984. Biochemical Adaptation [M]. Princeton: Princeton University Press.

Horwitz BA. 1989. Biochemical mechanisms and control of cold-induced cellular thermogenesis in placental mammals [A]. In: Wang LCH. Advances in Comparative and Environmental Physiology 4: Animal Adaptation to Cold [M]. Heidelberg: Springer. 84 - 116.

Huey RB, Slatkin M. 1976. Costs and benefits of lizard thermoregulation [J]. *Quarterly Review of Biology*, **51**: 363 - 384.

Hulbert AJ. 1980. The evolution of energy metabolism in mammals [A]. In: Schmidt-Nielsen K, Bolis L, Taylor CR. Comparative physiology: Primitive Mammals [M]. Cambridge: Cambridge University Press. 129 - 139.

Jerison HJ. 1971. More on why birds and mammals have big brains [J]. *American Naturalist*, **105**: 185 - 189.

Kamel S, Gatten RE Jr. 1983. Aerobic and anaerobic activity metabolism of limbless and fossorial reptiles [J]. *Physiological Zoology*, **56**: 419 - 429.

Kemp TS. 1988. Haemothermia or Archisauria: The interralationships of mammals, birds, and crocdiles [J]. *Biological Journal of Linnean Society of London*, **92**: 67 - 104.

Konarzewski M, Sadowski B, Jozwik I. 1997. Metabolic correlates of swim stress-induced analgesia in laboratory mice [J]. *American Journal of Physiology*, **273**: R337 - R343.

Koteja P. 1987. On the relation between basal and maximum metabolic rate in mammals [J]. *Comparative Biochemistry Physiology*, **87A**: 205 - 208.

Koteja P. 2000. Energy assimilation, parental care and the evolution of endothermy [J]. *Proceeding of Royal Society of London*, **267B**: 479 - 484.

Marsh RL, Dawson WR. 1989. Avian adjustments to cold [A]. In: Wang LCH. Advances in Comparative and Environmental Physiology 4: Animal Adaptation to Cold [M]. Heidelberg: Springer. 205 - 253.

Martin RD. 1980. Body temperature, activity, and energy costs [J]. *Nature*, **283**: 335 - 336.

Martin RD. 1981. Relative brain size and basal metabolic rate in terrestrial vertebrates [J]. *Nature*, **293**: 57 - 60.

McNab BK. 1978. The evolution of homeothermy in the phylogeny of mammals [J]. *American Naturalist*, **112**: 1 - 21.

McNab BK, Auffenberg WA. 1976. The effect of large body size on the temperature regulation of the Komodo dragon, *Varanus komodoensis* [J]. *Comparative Biochemistry Physiology*, **55A**: 345 - 350.

McNab BK, Eisenberg JF. 1989. Brain size and its relation to the rate of metabolism in mammals [J]. *American Naturalist*, **133**: 157 - 167.

Pagel MD, Harvey PH. 1988. How mammals produce large-brained offspring [J]. *Evolution*, **42**: 948 - 957.

Porter RK, Brand MD. 1993. Body mass dependence of H^+ leak in mitochondria and its relevance to metabolic rate [J]. *Nature*, **362**: 628-630.

Pough FH. 1980. The advantages of ectothermy for tetrapods [J]. *American Naturalist*, **115**: 92-112.

Pough FH. 1983. Amphibians and reptiles as low-energy systems [A]. In: Aspey WP, Lustick S. Behavioral Energetics: The Cost of Survival in Vertebrates [M]. Columbus: Ohio State University Press. 141-188.

Regal PJ. 1975. The evolutionary origin of feathers [J]. *Quarterly Review of Biology*, **50**: 35-66.

Regal PJ. 1978. Behavioral differences between reptiles and mammals: An analysis of activity and mental capabilities [A]. In: Greenberg N, MacLean PD. Behavior and Neurology of Lizards [M]. Washington: National Institute of Mental Health. 183-202.

Ruben JA. 1976. Aerobic and anaerobic metabolism during activity in snakes [J]. *Journal of Comparative Physiology*, **109**: 147-157.

Ruben JA. 1991. Reptilian physiology and flight capacity of *Archaeopteryx* [J]. *Evolution*, **45**: 1-17.

Ruben JA. 1995. The evolution of endothermy in mammals and birds: From physiology to fossils [J]. *Annual Review of Physiology*, **57**: 69-95.

Ruben JA, Dal Sasso D, Geist NR, Hillenius WJ, Jones TD, Signore M. 1999. Pulmonary function and metabolic physiology of theropod dinosaurs [J]. *Science*, **283**: 514-516.

Schmidt-Nielsen K. 1997. Animal Physiology: Adaptation and Environment. 5th ed [M]. Cambridge: Cambridge University Press. 217-240.

Smith RE, Horwitz BA. 1969. Brown fat and thermogenesis [J]. *Physiological Review*, **49**: 330-425.

Snyder GK, Sheafor BA. 1999. Red blood cells: Centerpiece in the evolution of the vertebrate circulatory system [J]. *American Zoologist*, **39**: 189-198.

Sparti A. 1992. Thermogenic capacity of shrews (Mammalia, Soricidae) and its relationship with basal rate of metabolism [J]. *Physiological Zoology*, **65**: 77-96.

Stevenson RD. 1985. The relative importance of behavioral and physiological adjustments controlling body temperature in terrestrial ectotherms [J]. *American Naturalist*, **126**: 362-386.

Sun RY. 2001. Principle of Animal Ecology. 2nd ed [M]. Beijing: Beijing Normal University Press. [孙儒泳. 1997. 动物生态学原理(第二版). 北京: 北京师范大学出版社.]

Taigen TL. 1983. Activity metabolism of anuran amphibians: Implication for the origin of endothermy [J]. *American Naturalist*, **121**: 94-109.

van Mierop LHS, Barnard SM. 1978. Further observations on thermoregulation in the brooding female python *Python molurus bivattatus* (Serpentes: Boidae) [J]. *Copeia*, **1978**: 615-621.

Vermeij GJ. 1987. Evolution and Escalation: An Ecological History of Life [M]. Princeton: Princeton University Press.

Walton BM. 1993. Physiology and phylogeny: The evolution of locomotor energetics in hylid frogs [J]. *American Naturalist*, **141**: 26-50.

Wang DH, Sun RY, Wang ZW. 1999. Effects of photoperiod and temperature on brown adipose tissue thermogenic properties in plateau pika [J]. *Zool. Res.*, **20** (5): 347-351. [王德华, 孙儒泳, 王祖望. 1999. 光照和温度对高原鼠兔褐色脂肪组织产热特征的影响. 动物学研究, **20** (5): 347-351.]

Wang YS. 1997. Energetic constraints to maintenance, growth and reproduction in alpine small mammals [D]. Ph. D. thesis, Institute of Zoology, the Chinese Academy of Sciences. [王玉山. 1997. 高寒地区小型兽的能学特征对其维持、生长与繁殖的制约. 中国科学院动物研究所博士学位论文.]

Wang YS, Wang DH, Wang ZW. 2000. The progress on the theory of long-term energy budget in animals [J]. *Zool. Res.*, **21** (3): 238-244. [王玉山, 王德华, 王祖望. 2000. 动物长期能量收支理论及研究进展. 动物学研究, **21** (3): 238-244.]

Wang YS, Wang ZW, Wang DH. 2001a. Effects of temperature and photoperiod on maximum metabolic rates in plateau pikas and root voles [J]. *Zool. Res.*, **22** (3): 200-204. [王玉山, 王祖望, 王德华. 2001a. 温度和光周期对高原鼠兔和根田鼠最大代谢率的影响. 动物学研究, **22** (3): 200-204.]

Wang YS, Wang DH, Wang ZW. 2001b. Maximum metabolic rate in plateau pikas and root voles [J]. *Acta Zoologica Sinica*, **47**: 601-608. [王玉山, 王德华, 王祖望. 2001b. 高原鼠兔和根田鼠的最大代谢率. 动物学报, **47**: 601-608.]

Wang YS, Wang ZW, Wang DH, Zhang ZB. 2002. Maximum metabolic rate of mammals [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **22** (4): 305-317. [王玉山, 王祖望, 王德华, 张知彬. 2002. 哺乳动物的最大代谢率. 兽类学报, **22** (4): 305-317.]

Wang ZW, Zeng JX, Han YC. 1979. Studies on the metabolism of the mouse hare (*Ochotona curzonae*) and the mole rat (*Myospalax fontanierii*) [J]. *Acta Zoologica Sinica*, **25**: 75-85. [王祖望, 曾晋祥, 韩永才. 1979. 高原鼠兔和中华鼢鼠气体代谢的研究. 动物学报, **25**: 75-85.]

Wang ZW, Wei SW, Jiang YJ, Wang DH, Yang FT, Hu DF. 1993. Productivity investagation of the root vole (*Microtus oeconomus*) population in Haibei alpine bushland (*Potentilla fruticosa*): Ⅲ. Population energetics [J]. *Acta Theriologica Sinica*, **13**: 38-49. [王祖望, 魏善武, 姜永进, 王德华, 杨福囤, 胡德夫. 1993. 高寒草甸金露梅灌丛根田鼠种群生产力的研究——Ⅲ. 种群生物能学. 兽类学报, **13**: 38-49.]

West GC. 1965. Shivering and heat production in wild birds [J]. *Physiological Zoology*, **38**: 110-120.

Wilmore JH, Stanforth PR, Hudspeth LA, Gagnon J, Daw EW, Leon AS, Rao DC, Skinner JS, Bouchard C. 1998. Alterations in resting metabolic rate as a consequence of 20 wk of endurance training: The heritage family study [J]. *American Journal of Clinical Nutrition*, **68**: 66-71.

Wuethrich B. 1999. Stunning fossil shows breath of a dinosaur [J]. *Science*, **283**: 468.